云 南 植 物 研 究　2003，25（6）：671～679
Acta Botanica Yunnanica

马先蒿属花冠无喙类的花器官发生*

蔡　杰，梁汉兴，王　红**
（中国科学院昆明植物研究所生物多样性与生物地理学开放实验室，云南 昆明　650204）

摘要：对花冠无喙类密穗马先蒿（*Pedicularis densispica*）和大王马先蒿（*P．rex*）的花器官电镜扫描发现，两种不同花冠型（无齿和具齿）的马先蒿花部器官发生和发育初期十分相似，表现为明显的单轴对称。2个萼片原基首先发生于花顶的近轴侧位，然后沿花顶边缘向远轴端发育形成一马蹄形结构。密穗马先蒿在近轴中部又出现1枚萼片原基，随后马蹄形结构分化出4枚萼片，并与近轴中部的原基愈合后构成5齿萼片；而大王马先蒿的2齿萼片直接由马蹄形结构发育而成。5枚独立的花瓣原基随后发生，但发育相对滞后；除近轴中部位置1枚空缺外，4枚雄蕊原基与花瓣原基位置呈交互发生；2个心皮原基同时在拱形花顶的近轴和远轴端发生，剩余的花顶形成中间的隔膜，并与2个心皮形成中轴胎座。对马先蒿与金鱼草（*Antirrhinum majus*）和毛地黄（*Digitalis purpurea*）花器官发生和发育初期的特征进行了比较，讨论了马先蒿属花冠对称性变化的意义。

关键词：马先蒿；列当科；花器官发生；花冠对称性
中图分类号：Q 944　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253－2700(2003)06－0671－09

Floral Organogenesis of *Pedicularis*（Orobanchaceae）with Erostrate Corolla

CAI Jie，LIANG Han-Xin，WANG Hong**
(*Laboratory of Plant Biodiversity and Biogeography*，*Kunming Institute of Botany*，*Chinese Academy of Sciences*，Kunming 650204，China)

Abstract：This paper presents the first report of floral organogenesis in *Pedicularis* Linn.（Orobanchaceae）. Two species with erostrate corolla，*P. densispica* Franch. ex Maxim.（corolla with short tube，erostrate without teeth）and *P. rex* C. B. Clarke ex Maxim.（corolla with short tube，erostrate with teeth），were observed using scanning electron microscopy（SEM）. They shared many similarities in floral organogenesis. The floral apex is subtended from the bract. A pair of sepal primordia is initiated from the lateral-adaxial floral apex，which forms a horseshoe-shaped meristem. A central-adaxial sepal primordium arises in *P. densispica*，and a fused horseshoe-shaped meristem develops four lobes sequentially. The central-adaxial sepal primordium and the horseshoe-shaped meristem fuse and develop into the 5-lobed sepals. In *P. rex*，the 2-lobed sepal develops from the horseshoe-shaped meristem directly. Initiation of the

* 基金项目：科技部科技基础性工作专项资金（2001DEA10009）和国家自然科学基金（39970060）资助
** 通讯作者　To whom correspondence should be addressed.　E－mail：wanghong@mail.kib.ac.cn
收稿日期：2003－04－14，2003－06－05 接受发表
作者简介：蔡杰（1979－）男，硕士研究生，主要从事植物系统与进化研究。

five petal primordia were observed only in *P. densispica*. In this species，two pairs of stamens arise alternate to the petal primordia，except the adaxial position，and their development is more rapid than that of the petals. Two carpels initiate simultaneously from a bulged floral apex abaxially and adaxially；the rest of this bulged apex contributes to the septum. The floral organogenesis of *Pedicularis* was compared with similar studies in *Antirrhinum majus* and *Digitalis purpurea*. Floral symmetry in *Pedicularis* and its significance were discussed.

Key words：*Pedicularis*；Orobanchaceae；Floral organogenesis；Floral symmetry

马先蒿属（*Pedicularis*）隶属于列当科（Orobanchaceae）鼻花族（Rhinantheae）（Von Wettstein，1897；Olmstead 等，2001），约有 600 种，广泛分布于北半球高山、亚高山和极地地区，被认为是北温带最大的属之一（Macior，1988；王红等，2003）。我国有记录的马先蒿 352 种，可能达 400 种，主要分布于西南山地地区（Hong，1983）。

马先蒿为一年或多年生（稀二年生）半寄生草本。叶片常一回或二回羽状开裂，少数全缘或有浅齿。叶分为基生叶和茎生叶，茎生叶轮生、对生或互生。总状或穗状花序离心或向心开放。萼片结合呈管状或坛状，萼齿 5 枚、3 枚或 2 枚。花冠二唇形，花瓣 5 枚，近轴两枚结合为上唇（或盔瓣），下唇由远轴端的 3 枚瓣片构成。雄蕊 4 枚。子房 2 心皮，柱头二唇型，中轴胎座（钟补求，1963）。

马先蒿的花冠形态表现出丰富的多样性。按照 Maximowicz（1888）和 Li（1951）的观点，其花冠形态可分为 4 种基本类型：A）无喙无齿型，B）无喙有齿型，C）短管具喙型和 D）长管具喙型。在以上 4 种基本花冠型中，无喙类型被认为是原始的，长管具喙类型最为进化（Li，1951；Yang 等，2002）。Penell（1943）和 Li（1951）认为，马先蒿花冠形态多样性与其传粉昆虫的传粉式样有密切联系。对北美、日本和喜马拉雅马先蒿传粉生物学的研究表明，马先蒿主要的传粉者是熊蜂属（*Bombus*）昆虫，传粉方式分为背触式和腹触式两类，花冠变化与传粉昆虫的传粉式样有一定的协同适应关系（Macior，1977，1986，1988；Macior 等，2001；王红和李德铢，1998；王红等，2003），但随着研究的深入，花冠多样性的变化还需从其它学科中获取更多的证据。近年来随着在 *Antirrhinum majus* 中发现控制花部结构对称性的基因，被子植物花部结构的对称性的演化受到极大的关注（Endress，2001；Tucker，2002）。成熟花结构包含了丰富的系统发育信息，成熟结构相似的花在其发生和发育的早期阶段或末期可能有较大的差异，而结构上不同的花在早期阶段或末期则可能是一致的。通过花冠对称性研究，对阐明昆虫传粉行为与花冠多样性和功能进化之间的相互关系具有重要意义（Endress，1997，1999，2001），而花器官的发生发育是研究花冠对称性的基础。在马先蒿及其关系密切的玄参科（Scrophulariaceae）中，仅对金鱼草（*Antirrhinum majus*）和毛地黄（*Digitalis purpurea*）进行过较为详细的观察，其余涉及到的个别例子也是不完全、不系统的（Endress，1999）。因此，对花冠形态变化十分复杂的马先蒿属进行花器官研究是十分必要的，目的是认识该属花器官发生和发育初期的特征及其成熟花部结构对称性的变化。

1 材料与方法

研究材料密穗马先蒿（*P. densispica*）和大王马先蒿（*P. rex*）分别代表了短管无喙的无齿型和有齿

型花冠。

实验材料均采自云南西北部丽江。花期时采集未抽蕾的花芽并立即固定于 FAA（甲醛∶冰醋酸∶70%乙醇＝1∶1∶8）中，后转入 70%乙醇保存。凭证标本（*P. densispica* 蔡杰 009 和 *P. rex* 蔡杰 011）存于中国科学院昆明植物研究所标本馆（KUN）。

保存的花芽经过乙醇系列（75%至 95%的乙醇溶液）梯度脱水后在 Olympus 体视镜下剥离。将剥离好的材料进行临界点干燥，然后上台、喷金，置于 KYKY Amray-1000B 型扫描电镜（SEM）下观察并拍照，加速电压为 25kV。

2　结果

2.1　密穗马先蒿 *Pedicularis densispica* Franchet ex Maxim.

该种属于蒿叶系（Ser. *Abrotanifoliae* Limpricht），为我国特有种，分布于横断山地区高山草甸和林缘潮湿空地。粉红色花轮状排列于穗状花序上，苞片叶状，萼片具 5 枚萼齿。花冠属于无喙无齿型。

花序发生：花序原基起源于植株顶端，每轮花有 3～4 朵（本研究观察为 3 朵/轮，图版Ⅰ：1）。每朵花的苞片先从花序顶端的分生组织发生（图版Ⅰ：2），接着在苞片腋下出现花原基（图版Ⅰ：3）。

萼片：花原基进一步膨大后，一对萼片原基出现于其近轴端（图版Ⅰ：4）。两个萼片原基沿花顶基部向远轴端生长，形成一马蹄形结构（图版Ⅰ：5），随后近轴中部又发出一萼片原基（图版Ⅰ：5），马蹄形结构在远轴端分化出两个萼齿（图版Ⅰ：6），5 齿萼片的雏形形成。

花瓣：远轴端的花瓣原基在 5 齿萼片雏形形成后开始发生（图版Ⅰ：7）。其余的花瓣原基相继发生（图版Ⅰ：8），并逐渐愈合形成花冠管（图版Ⅰ：12）。

雄蕊：在花瓣原基发生时，4 枚雄蕊原基几乎同时发生（图版Ⅰ：8，9），除近轴中部的位置空缺外，4 枚雄蕊原基与花瓣原基呈交互着生。雄蕊原基的发育也几乎是同步的，并在花瓣原基愈合和 2 室的子房雏形形成后开始有分化（图版Ⅰ：12）。

心皮：当雄蕊原基出现时，花顶迅速隆起略呈卵圆形（图版Ⅰ：8，9）。两枚心皮原基同时发生于凸起花顶的远轴端和近轴端（图版Ⅰ：10）并迅速生长。剩余的花顶发育为中间的隔膜，与两枚心皮原基共同构成一个 2 室的子房（图版Ⅰ：11）。两枚心皮原基继续生长并愈合（图版Ⅰ：12），之后向上方逐渐发育，将分化为花柱和柱头。

2.2　大王马先蒿 *Pedicularis rex* C. Clarke ex Maxim.

该种属于大王系（Ser. *Reges* Li），广泛分布于我国西南地区缅甸北部与印度阿萨姆的山坡草甸和林下空地。浅黄色花 3～6 枚轮状排列于总状花序之上。轮状排列的苞片在基部扩大并接合为一斗状结构，萼片光滑膜质，具 2 枚萼齿。花冠属于无喙有齿型。

花序发生：本种花序发生的特点与密穗马先蒿基本相似。花序原基发生于植株顶端，每轮花有 3～6 朵（本研究观察为 3 朵/轮，图版Ⅱ：13）。花的苞片从花序顶端的分生组织轮状发生（图版Ⅱ：13），接着在苞片腋下出现花原基（图版Ⅱ：14，15）。

萼片：花原基膨大后，一对萼片原基从花顶的近轴侧位发出（图版Ⅱ：16）并沿花顶基部形成一马蹄形结构（图版Ⅱ：17）。马蹄形结构进一步发育，形成一个远轴中部生长

较弱，原来 2 枚萼片原基发生位置生长出较强的衣领状结构（图版Ⅱ：18），初步形成 2 齿萼片的雏形。萼片的发育很快，在心皮原基发生时（图版Ⅱ：22）就几乎包裹了整朵幼花（图版Ⅱ：21）。

花瓣：花瓣原基在萼片形成衣领状结构时开始发生（图版Ⅱ：18），但发生的顺序未观察清楚。花瓣原基的发育相对滞后，在心皮原基形成后才开始逐渐发育、愈合（图Ⅱ：22，23，24）

雄蕊：雄蕊发生通常是远轴的一对雄蕊原基先出（图版Ⅱ：18）并伴随着首先分化（图版Ⅱ：19）。远轴端的雄蕊发育异常，有可能导致败育（图版Ⅱ：20）。

心皮：雌蕊的发生和发育与密穗马先蒿很相似。两个心皮原基也是从隆起的花顶的远轴和近轴端发生（图版Ⅱ：22，23）。心皮原基与剩余的花顶继续发育，在形成 1 个 2 室子房的雏形后（图版Ⅱ：24），将进一步形成中轴胎座，花柱和柱头。

3 讨论

3.1 马先蒿花冠无喙类两种类型的比较

对花冠无喙类的马先蒿研究结果表明，无齿型和有齿型花冠的花器官发生和发育初期的特点基本相同，表现出明显的单轴对称（除花瓣外）。花原基都发生于苞片腋下，开始时为一个径向狭窄、切向较宽的原基。萼片的发生和心皮的发生及早期发育也十分相似，但二者也存在一些不同点。密穗马先蒿的萼片原基在形成马蹄形结构后，从远轴侧方分化出一对齿，并在近轴中部发生一萼片原基，待它们愈合后 5 齿花萼的雏形形成；大王马先蒿的萼片原基在形成马蹄形结构后不分化，远轴中部的萼片原基也未出现，最终将发育为 2 齿萼片。萼片后期的生长方式也有很大差别，大王马先蒿的萼片基本上是紧贴幼花生长，在分化出心皮原基时几乎覆盖了整朵花（图版Ⅱ：21，22）；而密穗马先蒿的萼片是先向外方生长（图版Ⅰ：10），给予幼花充分的发育空间，然后再逐渐收拢以包裹整朵花。前者的萼片生长方式可能压迫了花瓣原基的发育，使其花瓣的发育较为滞后。此外，雄蕊原基在发生和发育初期也略有不同。

3.2 花冠对称性的比较

虽然马先蒿花冠形态上表现出极大的多样性，但其成熟花的花冠对称性可分为单轴对称（monosymmetry）和不对称（asymmetry）两种类型。本研究的两个种其成熟花冠均为单轴对称。已研究过的金鱼草和毛地黄的成熟花的花冠也是单轴对称（Singh & Jain，1979；Singh，1979）。对上述三者的比较研究发现，它们的花器官发生和发育初期阶段有很大的差别（表 1）。金鱼草 5 枚独立的萼片原基同时发生，而毛地黄的 5 枚原基则是从远轴端到近轴端的单向发生；二者的二唇形花冠均由 5 枚独立的花瓣原基发育而来，但金鱼草是同时发生，毛地黄则是单向发生；5 枚雄蕊原基也均是从远轴端一对、亚近轴端一对和近轴端一枚的单向发生，但最后只有前两对发育为产生花粉的雄蕊，近轴端的一枚退化，消失于成熟花结构中。Singh（1979）认为毛地黄近轴的雄蕊原基和近轴的一对花瓣原基是共同起源，在金鱼草中则是独立发生的。毛地黄的 2 枚心皮原基同时从近轴端和远轴端发生于花顶上形成一环状分生组织，而金鱼草的心皮原基直接发生于较为平坦的花顶上。

金鱼草、毛地黄、密穗马先蒿和大王马先蒿的成熟花均为单轴对称的二唇形花冠，但

金鱼草萼片和花瓣的发生是多轴对称的，其雄蕊原基和毛地黄花部结构的发生发育虽然都是单轴对称，但 5 基数的萼片原基、花瓣原基和雄蕊原基都表现出多轴对称的痕迹，这些多轴对称的现象和痕迹在上述两种马先蒿中则已完全消失。

表 1　相关类群的比较

Table 1　Comparisons of related taxa

	成熟花部结构	萼片原基数和发生方式	花瓣原基数和发生方式	雄蕊原基数和发生方式	心皮原基数和发生方式
Antirrhinum majus	萼片 5 齿，花冠二唇形，雄蕊 4，心皮 2	5 枚，同时发生	5 枚，同时发生	5 枚，单向发生	2 枚，近轴和远轴同时发生于较平的花顶
Digitalis purpurea	萼片 5 齿，花冠二唇形，雄蕊 4，心皮 2	5 枚，单向发生	5 枚，单向发生	5 枚，单向发生	2 枚，近轴和远轴同时发生于花顶环状分生组织
Pedicularis densispica	萼片 5 齿，花冠二唇形，雄蕊 4，心皮 2	3 枚，单向发生	5 枚，单向发生	4 枚，同时发生	2 枚，近轴和远轴同时发生于凸起的花顶
P. rex	萼片 2 齿，花冠二唇形，雄蕊 4，心皮 2	2 枚，同时从花顶近轴侧位发生	5 枚，未知	4 枚，单向发生	2 枚，近轴和远轴同时发生于凸起的花顶

成熟花结构较为相似的类群中，花部结构在发生上表现出不同的对称性，而其在发育过程中的变化更为复杂。造成这种差异的根本原因是植物遗传物质的表达，然而要将这些表现性状固定下来则是长期自然选择的结果。金鱼草近轴端的雄蕊原基未能发育成成熟雄蕊被认为是对昆虫传粉的适应（Endress，1999），这种选择也可能发生在毛地黄和马先蒿中。马先蒿进一步简化到只产生 4 枚雄蕊原基，表现出进一步的选择和适应，降低用于繁殖器官的能量消耗，使传粉过程变得更为经济。马先蒿花部对称性改变与昆虫传粉行为的协同进化可能是产生花冠多样化的重要原因之一。

致谢　感谢李璐博士在实验工作中的热情帮助，樊熙楷先生协助进行扫描电镜观察和冲洗胶卷，英国爱丁堡皇家植物园 Martyn A. Dickson 先生和武汉大学生命科学院陈虹颖女士帮助查找资料。在文章修改中，英国爱丁堡皇家植物园 Robert M. Mill 博士提出有益的建议。

〔参　考　文　献〕

Endress PK，1997. Relationships between floral organization，architecture，and pollination mode in *Dillenia* (Dilleniaceae) [J]. *Pl Syst Evol*，**206**：99—118

Endress PK，1999. Symmetry in flowers：diversity and evolution [J]. *Int J Plant Sci*，**160** (6 Suppl.)：S3—S23

Endress PK，2001. Evolution of floral symmetry [J]. *Curr Opin Plant Bio*，**4**：86—91

Hong DY，1983. The distribution of Scrophulariaceae in the Holartic in reference to the floristic relationships between Eastern Asia and Eastern North America [J]. *Ann Missouri Bot Gard*，**70**：701—712

Li HL，1951. Evolution of the flowers of *Pedicularis* [J]. *Evolution*，**5**：158—164

Macior LW，1977. The pollination ecology of *Pedicularis* (Scrophulariaceae) in the Sierra Nevada of California [J]. *Bull Torrey Bot Club*，**104**：148—154

Macior LW，1986. Floral resource sharing by bumblebee and hummingbirds in *Pedicularis* (Scrophulariaceae) pollination [J]. *Bull Torrey Bot Club*，**113**：101—109

Macior LW，1988. A preliminary study of the pollination ecology of *Pedicularis* (Scrophulariaceae) in Japan [J]. *Pl Species Biol*，**3**：61—66

Macior LW，Tang Y，Zhang JC，2001. Reproductive biology of *Pedicularis* (Scrophulariaceae) in the Sichuan Himalayas [J]. *Plant*

Species Biol，**16**：83—89

Maximowicz CJ，1888．Diagnoses des plantes nouvelles asiatiques VII ［J］．*Bull Acad Impériale Sci St-Pétersbourg*，**32**：cols．477—629．（*Pedicularis*，cols．516—620）

Olmstead RG，dePamphilis CW，Wolfe AD，*et al*，2001．Disintegration of the Scrophulariaceae ［J］．*Am J Bot*，**88**：348—361

Pennell FW，1943．Scrophulariaceae of the Western Himalayas ［M］．*Acad Nat Sci Philadelphia Monogr*，**43**，*Pedicularis*，pp．113—157

Singh V，1979．Early floral development in *Digitalis purpurea* ［J］．*Phytomorphology*，**29**：239—245

Singh V，Jain DK，1979．Floral organogenesis in *Antirrhinum majus*（Scrophulariaceae） ［J］．*Proc Indian Acad Sci B*，**88**（3）：183—188

Tucker SC，2002．Comparative floral ontogeny in *Detarieae*（Leguminosae：Caesalpinioideae）：2．Zygomorphic taxa with petal and stamen suppression ［J］．*Amer J Bot*，**89**（6）：888—907

Von Wettstein R，1897．Scrophulariaceae ［A］．In：A．Engler and K．Prantl（eds.），Die Natürlichen Pflanzenfamilien ［M］，**4**（3b）：39—107．Wilhelm Engelmann，Leipzig，Germany

Wang H（王红），Li DZ（李德铢），1998．A preliminary study of pollination biology of *Pedicularis*（Scrophulariaceae）in northwest Yunnan，China ［J］．*Acta Bot Sin*（植物学报），**40**：204—210

Wang H（王红），Li WL（李文丽），Cai J（蔡杰），2003．Correlation between floral diversity and polliantion patterns in *Pedicularis*（Scrophulariaceae）［J］．*Acta Bot Yunnan*（云南植物研究），**25**（1）：63—70

Yang CF，Guo YH，Gituru RW，*et al*，2002．Variation in stigma morphology-How does it contribute to pollination adaption in *Pedicularis*（Orobanchaceae）［J］．*Plant Syst Evol*，**236**：89—98

Zhong BQ（钟补求），1963．*Pedicularis*．Flora Reipublicae Popularis Sinicae Tomus 68 ［M］．Beijing：Science Press

图版说明

图版缩写：A **雄蕊**，B **苞片**，C **心皮**，F **花原基**，P **花瓣**，S **萼片**，YF **幼花**

图版 I 1～12：**密穗马先蒿**（*Pedicularis densispica*）**的花器官发生　标尺** = 50 μm 1．**花序侧面观，幼花轮状着生于花序轴上**；2．**花序顶面观，苞片从花序原基上发出**；3．**花原基从苞片腋下发出**；4．**一对萼片原基在花原基的远轴侧位出现**；5．**萼片原基沿花顶基部向远轴端发育，形成一马蹄形结构，花顶近轴端又出现一枚萼片原基**；6．**远轴端一对萼齿形成，此时** 5 **齿花萼的雏形基本形成**；7．**远轴端出现** 3 **个花瓣原基（黑点）**；8～9．**极面和侧面观，萼片的** 5 **枚齿、**5 **枚花瓣原基（黑点），**4 **枚雄蕊原基和花顶已清晰可见**；10．2 **枚心皮原基从凸起的花顶发出，发育缓慢的花瓣原基被** 5 **齿的花萼遮挡**；11．**除去萼片，示剩余的花顶形成中隔，并和两个心皮形成** 2 **室子房的雏形**；12．5 **枚花瓣原基完全愈合，**2 **枚心皮原基也逐渐愈合**

图版 II 13～24：**大王马先蒿**（*P*. *rex*）**的花器官发生　标尺** = 50 μm 13．**花序极面观，幼花轮状着生**；14．**花序原基侧面观，苞片从花序原基上轮状发出**；15．**花原基从苞片腋下发生**；16．**花原基的近轴侧位出现一对萼片原基**；17．**萼片原基沿花顶基部生长，形成一马蹄形结构**；18．**马蹄形结构进一步发育成一“衣领状”结构，远轴端的** 3 **枚花瓣原基（黑点）、**4 **枚雄蕊原基和花顶清晰可见**；19．**萼片已除去，远轴端的一对雄蕊原基开始分化，花瓣（黑点）的发育很慢**；20．**去萼片，示远轴端的雄蕊发育不正常（星号）**；21．**萼片生长迅速，几乎包盖了整朵幼花**；22．**远轴端极面观，与图** 21 **为同一轮花，除去萼片，示花瓣原基发育速度明显慢于雄蕊，心皮从凸出的花顶上发出**；23．**极面观，示** 2 **枚心皮原基发生**；24．**中隔形成，与两心皮构成中轴胎座的雏形**

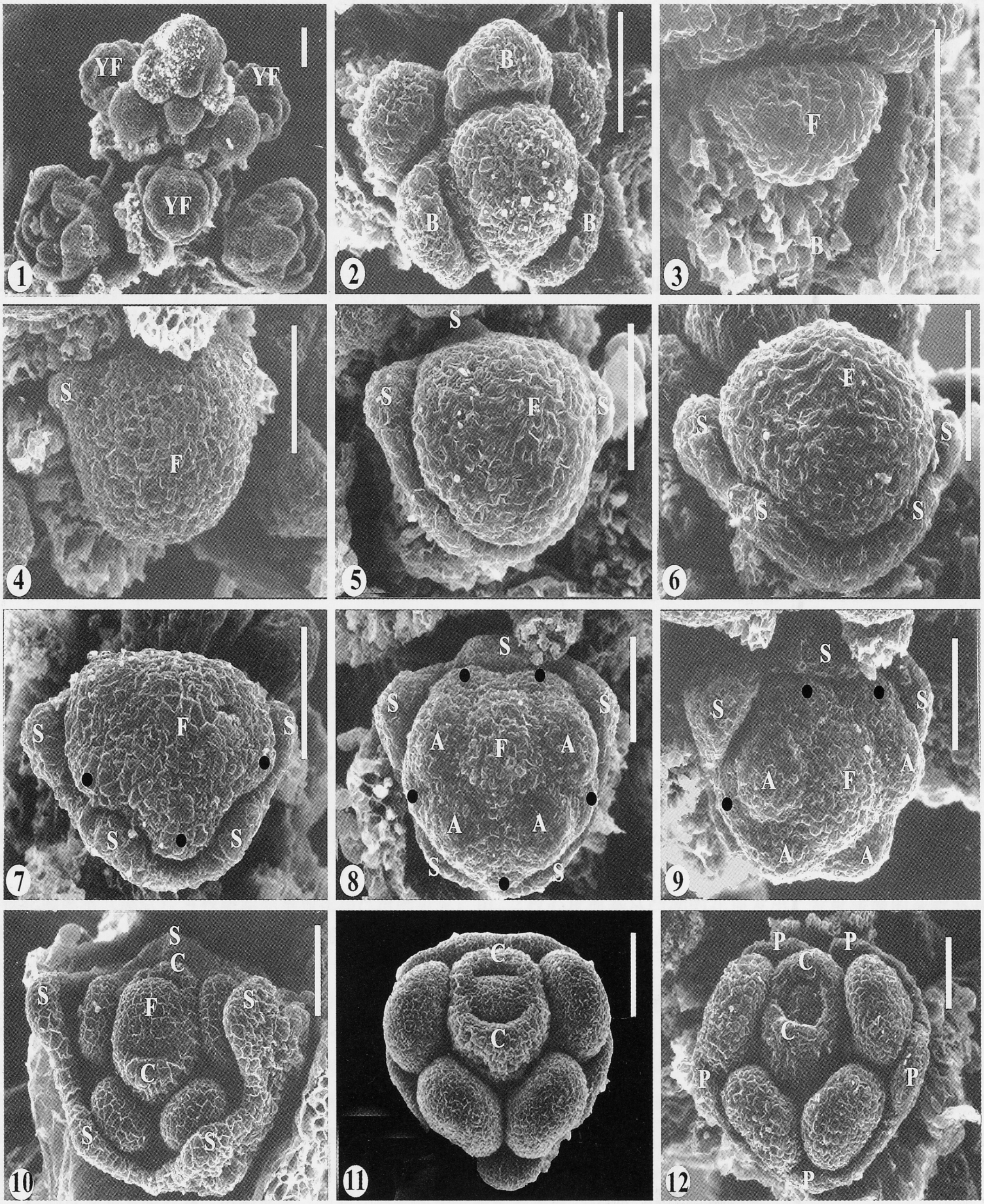
Explanation of Plates

Figure Abbreviations：A = stamen，B = bract，C = carpel，F = floral apex，P = petal，S = sepal，YF = young flower．

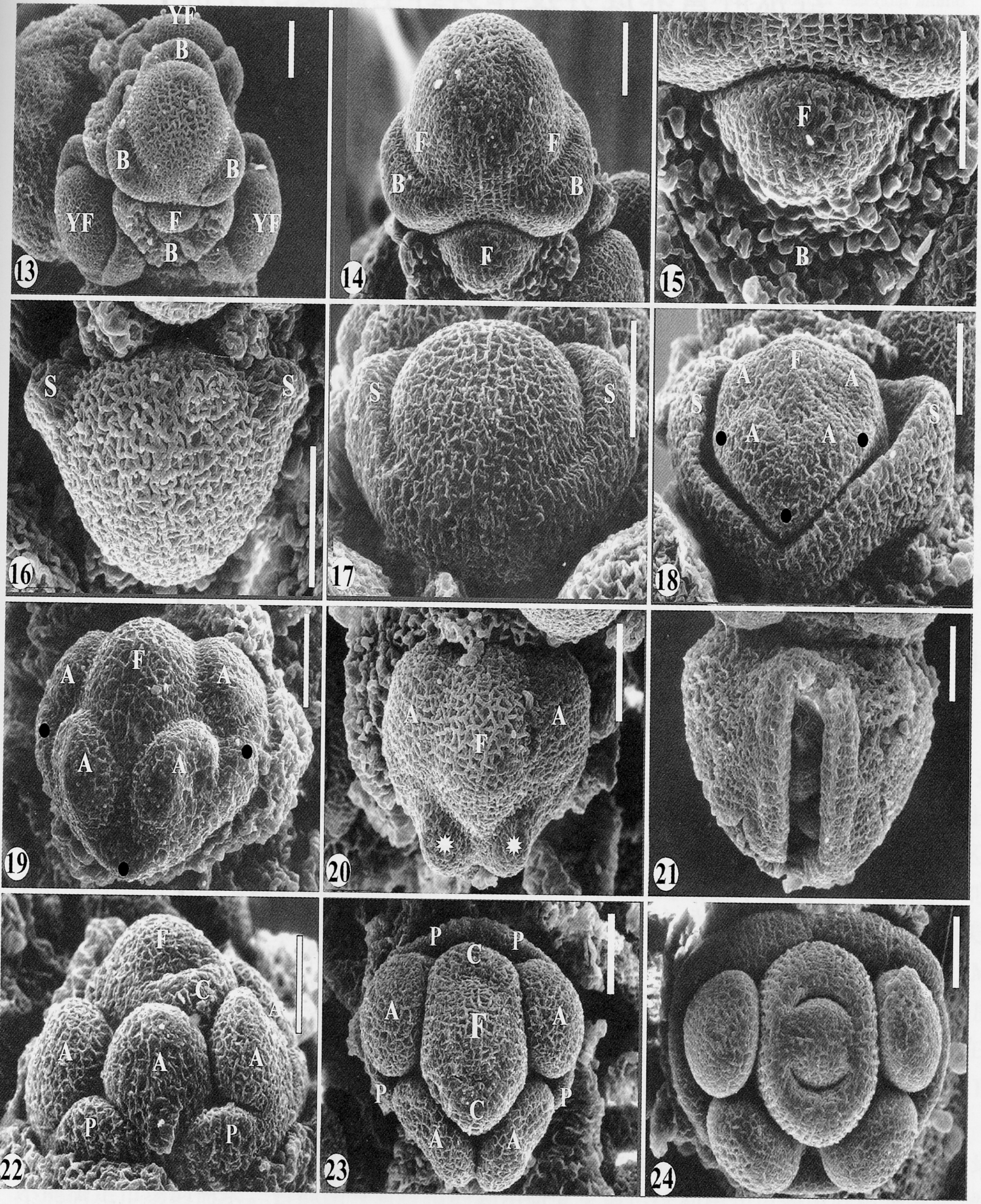
Plate I：1 – 12．Floral organogenesis of *Pedicularis densispica*．Abaxial side at the base in all figs（except No．2）．All bars = 50 μm．1．Lateral view of inflorescence with verticillate young flowers and flower buds．2．Polar view of inflorescence apex，bracts initiate from

inflorescence apex verticillately. 3. Floral apex subtends from bract. 4. A pair of sepal primordia comes from lateral-adaxial floral apex. 5. Two sepal primordia form a horseshoe-formed meristem around floral apex. An adaxial sepal primordium can be observed. 6. Two abaxial lobes emerge from horseshoe-formed meristem, rudiment of 5-lobe sepal constructed. 7. Three abaxial petal primordia were visible (dots). 8 – 9. Polar and adaxial views of young flower with five sepal lobes, five petals primordia (dots), four stamen primordia and floral apex. 10. Two carpels initiate from protruded floral apex, petal primordia are shaded by robust sepal. 11. Sepal has been removed and septum has formed. 12. Petal primordia fuse, and carpel will cover the septum.

Plate II: 13 – 24. Floral organogenesis of *P. rex*. Abaxial side at base in all except No. 13, 14 and 22. All bars = 50 μm. 13. Polar view of inflorescence tip with verticillately arranges young flowers and floral buds. 14 – 15. Lateral view of inflorescence apex and bracts initiate from inflorescence apex verticillately in Fig. 14, floral apex subtend from bract. 16. A pair of sepal primordia comes from lateral-adaxial floral apex. 17. Sepal primordia grow alone floral apex abaxially and form a horseshoe-formeded meristem later. 18. Horseshoe-formeded meristem develops to collar-formed sepal, adaxial three petal primordia can be seen (dots), four stamen primordia initiated, the abaxial pair is earlier than adaxial two. 19. Sepal has been removed and abaxial pair stamen begins differential. 20. Polar view of young flower shows abnormal stamens (asterisks) development. 21. Sepal grows fast and almost encloses the whole flower. 22. The same whorl flower as Fig. 21 that sepal has been removed. Lateral and abaxial views of young flower show petal primordia development is retarded than stamens. Carpel initiates from protruded floral apex. 23. Polar view of young flower with two carpels arising up. 24. The rest floral apex contributes to septum, and carpel grows continuingly. Young axile placenta is present.



蔡杰等：图版 I　　　　CAI Jie *et al* : Plate I



蔡杰等：图版Ⅱ　　CAI Jie *et al* : Plate Ⅱ